

УДК 576.895.121

О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ ANOPLOCEPHALOIDES SPP. (CESTODA: ANOPLOCEPHALIDAE) С СЕРИЙНЫМ ЧЕРЕДОВАНИЕМ ПОЛОВЫХ АТРИУМОВ

© В. Д. Гуляев

Рассмотрено взаиморасположение половых атриумов в стробиле аноплоцефалид. Предложено отличать неправильное чередование одиночных половых пор от чередования их серий по краям стробилы. Последнее рассматривается как промежуточное при переходе от неправильного чередования к их унилатеральному положению. На основе этого делается вывод о таксономической самостоятельности *Anoplocephaloides* spp. с серийным чередованием половых пор: *A. rauschi* Genov, Georgiev, Biserkov, 1984; *A. arfaai* (Mobedi, Ghadirian, 1977) Schmidt, 1986. Восстановлена валидность рода *Gallegoides* Tenora, Mas-Coma, 1978. Обоснован новый род *Paranoplocephaloides* gen. n. с типовым видом *P. schachmatovae* sp. n. от *Microtus oeconomus* с Алтая. *A. rauschi* переведена в новый род, получив обозначение *P. rauschi* comb. n.. Приведен диагноз *Paranoplocephaloides* gen. n. и описание *P. schachmatovae* sp. n.

При изучении гельминтов грызунов горного Алтая в тонком кишечнике полевки *Microtus oeconomus* (Cricetidae; Microtinae) были найдены миниатюрные аноплоцефалидные цестоды с мешковидной маткой, чередующимися половыми атриумами, апоральным положением семенников и крупными чашевидными присосками на передней поверхности сколекса. Они морфологически очень близки к описанной от полевок Болгарии цестоде *Anoplocephaloides rauschi* Genov, Georgiev et Biserkov, 1984, которая, несмотря на чередующиеся половые поры, при первоописании была помещена в род *Anoplocephaloides* Baer, 1924 (Genov e. a., 1984), хотя последний на момент описания *A. rauschi* объединял только цестод с мешковидной маткой и односторонними половыми порами (Rausch, 1976). Среди аноплоцефалид, паразитирующих у грызунов подотряда Myomorpha, мешковидная матка и чередующиеся половые поры известны также у *Schizorchis arfaai* Mobedi, Ghadirian, 1977 от мышевидных грызунов (*Apodemus sylvaticus*) Ирана и Испании. Тенора и Мас-Кома (Tenora, Mas-Coma, 1978) избирают ее типовым видом рода *Gallegoides* Tenora, Mas-Coma, 1978, а позднее этот вид был переведен в состав *Anoplocephaloides*.

В результате среди *Anoplocephaloides* оказались цестоды весьма разного строения (Genov, Georgiev, 1988). Выделение числившихся в нем цестод зайцеобразных в самостоятельный род *Leporidotaenia* (Genov e. a., 1990), значительно улучшило ситуацию. Но и после этого *Anoplocephaloides* по-прежнему остается сборным таксоном. В частности, в нем продолжают находиться цестоды с различным расположением половых атриумов или, точнее, цестоды с различной симметрией проглоттид.

Расположение половых пор у обнаруженных нами цестод не отвечает ни одному из известных морфологических типов. При этом оно тождественно чередованию половых атриумов у типового вида рода *Paranoplocephala* Luhe, 1910 — *P. omphalodes* (Hermann, 1783), которое до сих пор характеризовалось как неправильное (Спасский, 1951; Tenora, Murai, 1980; Tenora e. a., 1986). Между тем

расположение половых отверстий у этих и ряда других аноплоцефалид Microtinae существенно отличается от типичного неправильного их чередования (Тепла е. а., 1985). Это позволяет выделить еще один морфологический тип взаиморасположения половых пор.

Типичное неправильное чередование половых атриумов характеризуется чередованием отдельных половых спор и маленьких их групп, состоящих из 2–3 половых отверстий, что, собственно, и придает данному типу чередования характер неправильности. Этот тип расположения половых пор в стробиле наиболее распространен среди Cyclophyllidea. Среди Anoplocephalidae он известен, например, у цестод рода *Schizorchis*. Новый тип отличается чередованием по обеим сторонам стробилы серий из большого числа односторонне расположенных половых пор. При этом одиночно чередующиеся атриумы практически отсутствуют. В связи с этим его можно характеризовать как чередование групп или серий половых отверстий. Количество проглоттид в таких группах больше у видов с многочлениковыми стробилами, равно как и у цестод с некомплектными стробилами. Помимо вышеупомянутых аноплоцефалид аналогичное расположение половых пор в стробиле обнаружено нами также у *Glossobothrium nipponicum* (Pseudophyllidea), что свидетельствует о независимом возникновении серийного чередования половых атриумов в различных группах цестод. Причем способ чередования половых пор у аноплоцефалид оказался весьма видоспецифичным признаком. В связи с этим нам представляется необходимым обсудить функциональные и биологические причины, обусловившие различную топографию половых атриумов проглоттид в стробиле цестод.

Мы полагаем, что благодаря унилатеральности половых пор становится возможной одновременная копуляция достаточно больших групп члеников стробилы. Это существенно сокращает частоту копуляции цестод, благодаря чему их репродуктивное поведение приобретает черты, свойственные монозоичным животным. По-видимому, унилатеральность половых пор является важнейшей адаптацией, возникающей при переходе цестод к экзогамной, бипарентальной копуляции. Это представление хорошо согласуется с формированием сложных морфологических структур копулятивного аппарата у цестод с унилатеральными половыми атриумами, – они повышают эффективность взаимной фиксации стробил при копуляции. При этом многие из них очень пластичны в отношении способов копуляции. Находясь в условиях изоляции, они сохраняют способность к экзогамии групп члеников внутри стробилы, благодаря чему успешно размножаются даже при единичном заражении хозяина. В этом, на наш взгляд, заключается адаптивность смещения половых пор на один край стробилы у цестод, существующих в условиях постоянно колеблющейся плотности популяции, что способствует независимому возникновению этого признака в филогенезе различных таксонов. Вполне вероятно, что унилатеральность половых пор у аноплоцефалид возникает поэтапно, через филогенетический этап односторонности половых атриумов у небольших групп члеников. Серийное чередование половых пор мы рассматриваем, таким образом, в качестве промежуточного этапа становления их унилатеральности.

Подтверждением тому является существование среди аноплоцефалид грызунов видов, в онтогенезе которых серийное чередование половых пор замещается на унилатеральное. Если у комплектных (молодых) и некомплектных (физиологически более зрелых) стробил *P. omphalodes* расположение половых пор одинаково и представлено серийным их чередованием, то у *P. blanchardi* (Moniez, 1891) наблюдается постепенная замена серийного чередования половых пор на одностороннее. Комплектные стробилы этой цестоды в подавляющем большинстве имеют чередующиеся неправильные серии половых атриумов. Подобные экземпляры,

по-видимому, были использованы Тенора и Мурай (Tenora, Murai, 1980) при переописании вида, в результате чего *P. blanchardi* была охарактеризована ими как цестода с неправильно чередующимися половыми порами. Однако согласно нашим наблюдениям членики *P. blanchardi*, образующиеся на более поздних стадиях стробилизации, имеют одинаковую симметрию и тем самым односторонние половые поры. Поэтому после отделения имеющего чередующиеся серии половых пор заднего фрагмента стробилы, положение половых атриумов в некомплектной стробиле цестоды становится унилатеральным. Описание таких экземпляров, по нашему мнению, привело к представлению об унилатеральности половых пор *P. blanchardi*, трактуемого при этом либо как bona species (Baer, 1923; Dolfus, 1961), либо как модификация *P. omphalodes* с односторонне расположенными половыми отверстиями (Спаский, 1951; Joyeux, Baer, 1936). Тем самым стробилизация *P. blanchardi* рекапитулирует процесс становления унилатеральности половых пор, свидетельствуя о переходном, промежуточном положении этой цестоды среди аноплоцефалид с серийным чередованием половых атриумов, с одной стороны, и с односторонним положением последних – с другой.

Тем самым, по нашему мнению, тот или иной способ чередования половых пор четко характеризует степень продвинутости различных таксонов аноплоцефалид в направлении бипарентальной копуляции. Важно отметить, что характер расположения половых пор, являясь следствием различий в симметрии (левосторонней и правосторонней) проглоттид, образующих стробилу цестод, характеризует, следовательно, проморфологию этих колониальных животных. Все это, на наш взгляд, не только подчеркивает большую таксономическую значимость рассматриваемого признака, но и объясняет причины столь широкого его использования в систематике цестод при выделении таксонов высокого ранга. В связи с этим мы считаем невозможным объединение в рамках одного рода аноплоцефалид, имеющих различные формы чередования половых пор. Поэтому мы восстанавливаем валидность рода *Gallegoides* Tenora, Mas-Coma, 1978 и, учитывая морфоэкологическую специфику *Anoplocephaloides rauschi*, выделяем этот вид цестод в новый род *Paranoplocephaloides* gen. n., типовым видом которого избираем обнаруженных нами цестод, называя их *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. в честь В. И. Шахматовой, внесшей большой вклад в изучении гельминтов грызунов Сибири.

Paranoplocephaloides gen. n.

Anoplocephalidae. Стробила лентовидная с хорошо выраженной шейкой. Комплектная стробила с одним или двумя стерильными задними члениками. Сколекс с чашевидными присосками на его передней поверхности. Половые поры чередуются сериями. Характер чередования половых пор одинаков у комплектных и некомплектных стробил. Протерогинический тип развития гонад. Яичник субмедианный. Семенники в апоральной половине членика. Внутренний и наружный семенные пузырьки имеются. Простатические клетки на поверхности наружного семенного пузырька редуцированы. Формирующаяся матка трубчатая, заходит в латеральные поля членика вентральнее экскреторных сосудов. Зрелая матка мешковидная с многочисленными карманами. Яйца с грушевидным аппаратом. Паразиты Microtinae.

Типовой вид: *Paranoplocephaloides schachmatovae* Gulyaev, sp. n.

Другие виды: *P. rauschi* Genov, Georgiev et Biserkov, 1984, comb. nov. (syn.: *Anoplocephaloides rauschi* Genov, Georgiev et Biserkov, 1984) от *Chionomys nivalis* и *Microtus subterraneus* в Болгарии.

Дифференциальный диагноз рода. Из-за мешковидной формы матки

новый род не может быть сближен с родами аноплоцефалид грызунов, имеющих ячеистую матку, — *Paranoplocephala* (sensu stricto), *Aprostatandrya* и *Parandrya*.

Столь же четко он дифференцируется от известных родов аноплоцефалид с мешковидной маткой. От видов рода *Anoplocephaloides*, имеющих односторонне расположенные половые поры, его представители отличаются не только чередованием серий половых пор, но также и иным габитусом стробилы: в отличие от *Anoplocephaloides*, нормально локализующихся в слепой кишке грызунов и имеющих быстро расширяющуюся стробилу без шейки, *Paranoplocephaloides* spp., представляя иную жизненную форму цестод, имеют лентовидную стробилу с хорошо выраженной шейкой. От рода *Anoplocephala* E. Blanchard, 1848 описываемый род отличается смещением латеральных экскреторных сосудов в медиальном направлении, вследствие чего матка *Paranoplocephaloides* spp. проникает в латеральные поля членика, располагаясь вентральнее экскреторных сосудов. От типового и единственного вида рода *Gallegoides* Tenora, Mas-Coma, 1978 с его размещением семенников по бокам яичника и блюдцевидными, латерально расположенными на сколексе присосками новый род отличается апоральным расположением семенников и апикальным положением присосок.

Paranoplocephaloides schachmatovae sp. n.

Материал: 3 экз. цестод. Голотип (№ 151, 27.07.1990) и паратипы (№ 152, 18.08.1989; № 153, 17.07.1990) хранятся в музее Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск).

Хозяин: *Microtus oeconomus*.

Локализация: задний отдел кишечника.

Место обнаружения: северо-восточный Алтай, низкогорья по берегам Телецкого озера (450 м над ур. м.).

Описание (размеры приведены в мм). Длина зрелых цестод 31–38 при ширине 2.2 в задней части лентовидной стробилы. Последняя образована 114–136 поперечно вытянутыми проглоттидами (рис. 1).

Сколекс шириной 0.5–0.6 отделен от узкой (0.28) и хорошо выраженной шейки (рис. 2). Бокаловидные присоски диаметром 0.25–0.27 расположены на его уплощенной передней поверхности. Они погружены в ткань сколекса, образующего вокруг них полусферические вздутия, разделенные продольными бороздами. Между присосками имеется апикальное возвышение, напоминающее тупой роstrum. Внутренняя сегментация опережает наружную, появляясь на расстоянии 0.5–0.6 от заднего края присосок, наружная — 1.1. Экскреторных сосудов 2 пары. Дорсальные проходят латеральнее вентральных, соединенных у заднего края члеников комиссурами. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия чередуются небольшими (по 2–8 члеников) сериями (рис. 1).

Гонады развиваются по типу функциональной протерогинии. Они закладываются одновременно, но яичник созревает раньше семенников. В 46–49 члениках в матке появляются первые зиготы. В последующих 5 члениках происходит

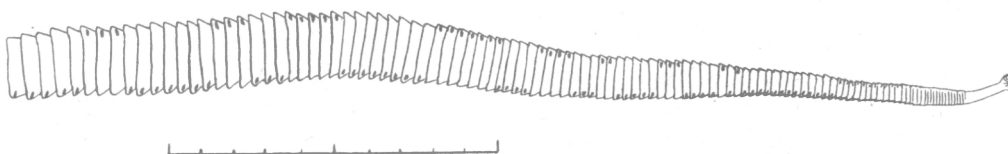


Рис. 1. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Общий вид цестод. Масштаб 5 мм.

Fig. 1. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. General view. Scale 5 mm.

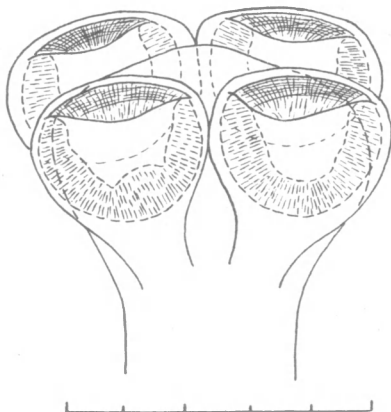


Рис. 2. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Сколекс.
Масштаб 0.5 мм.

Fig. 2. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Scolex.
Scale 0.5 mm.

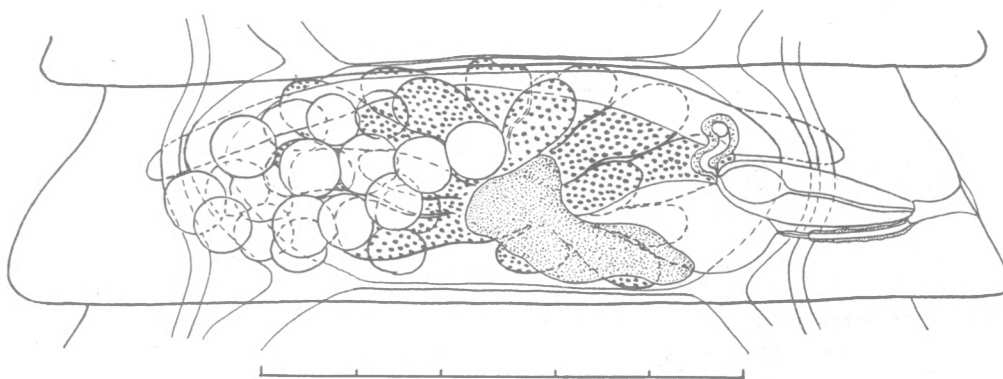


Рис. 3. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Женский членик. Масштаб 0.5 мм.

Fig. 3. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Female segment. Scale 0.5 mm.

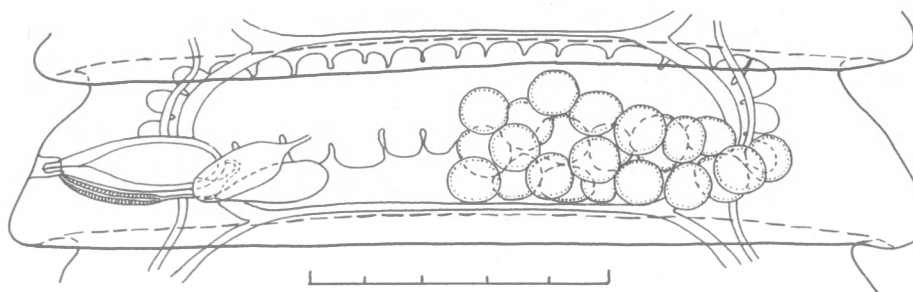


Рис. 4. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Мужской членик. Масштаб 0.5 мм.

Fig. 4. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Male segment. Scale 0.5 mm.

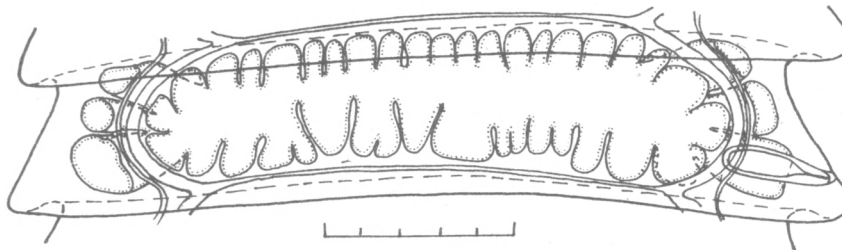


Рис. 5. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Зрелый маточный членик. Масштаб 0.5 мм.

Fig. 5. *Paranoplocephaloides schachmatovae* sp. n. Adult uterine segment. Scale 0.5 mm.

оплодотворение яйцеклеток и деградация яичника. Семенники созревают лишь в 60–62 члениках стробилы: в семенных пузырьках этих члеников появляются первые сперматозоиды. Мужские гонады функционируют в более широкой зоне (с 60-го по 85-й членик) стробилы.

Зрелый женский членик трапецевидный (рис. 3). Его ширина у переднего края 0.83, у заднего 1.02, при длине 0.25–0.26. Имеется слабо выраженный парус. Среднее поле членика почти полностью занято субмедианным дольчатым яичником шириной 0.5–0.52, который слегка смещен в поральную половину членика. Желточник (0.16–0.23 × 0.08–0.11) в форме бумеранга, позади и дорсальнее яичника. Несозревшие семенники в количестве 28–32 расположены в апоральной половине членика дорсальнее апоральных долей яичника и апоральных экскреторных сосудов. Нефункциональная бурса цирруса (0.2 × 0.06–0.065) заходит в среднее поле членика дорсальнее поральных экскреторных сосудов. Вагина длиной 0.1–0.11. Размеры семяприемника зависят от степени заполнения его спермой: в неоплодотворенных женских члениках семяприемник размером 0.09 × 0.12, при максимальном заполнении (0.27–0.32 × 0.1–0.16) пересекает линию поральных экскреторных сосудов, достигая середины бursы цирруса. Развивающаяся матка в виде слабоизогнутой трубки, простирающейся в латеральные поля вентральнее экскреторных сосудов; она расположена у переднего края членика.

Зрелые мужские членики шириной 1.3 у переднего и 1.54 у заднего его края при длине 0.25–0.26 (рис. 4). Зрелые семенники диаметром 0.06–0.08 расположены компактной группой в апоральной половине. Они постепенно оттесняются развивающейся маткой к заднему краю членика. Бурса цирруса размером 0.22–0.3 × 0.08–0.09. Инвагированный циррус длиной 0.08–0.085 вооружен мелкими шипиками. Внутренний семенной пузырек занимает большую часть внутреннего объема бursы цирруса (0.11–0.15 × 0.065–0.075). Наружный семенной пузырек грушевидный, без простатических клеток.

Зрелые маточные членики шириной 1.8–1.9 у переднего и 2–2.2 у заднего краев членика при длине 0.4–0.6 (рис. 5). Они почти целиком заполнены мешковидной маткой, образующей по краям неглубокие и многочисленные карманы. Яйца с грушевидным аппаратом, диаметром 0.04. Размеры онкосфер 0.01–0.012.

Дифференциальный диагноз. Новый вид имеет более многочлениковую стробилу (116–137 проглоттид) по сравнению с *P. rauschi*, стробила которого образована 60–87 члениками. Он также отличается от последнего иной морфофункциональной организацией стробил: протерогинией и более поздним созреванием семенников, которые функционируют в зоне 60–85 члеников. Кроме того, у *P. schachmatovae* sp. n. на поверхности сколекса, шейки и передних члениках отсутствуют ворсинки, отмеченные недавно (Genov, Georgiev, 1988) у *P. rauschi*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Научного совета по государственной научно-технической программе России „Биологическое разнообразие” (грант № 2.1.57 бр).

Список литературы

- Спасский А. А. Аноплоцефалы — ленточные гельминты домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 735 с. (Основы цестодологии. Т. 1).
- Baer J. G. Considerations sur le genre *Anoplocephala* // Bull. Soc. neuchatel. Sci. natur. 1923. T. 48. P. 3–16.
- Dolfus R. Ph. Station experimentale de parasitologie de Richelieu (Indre et Loir). Contribution a la faune parasitaire regionale. Appendice VI. *Paranoplocephala* de Microtinae // Annls. Parasit. hum. comp. 1961. T. 36, N 3. P. 397–401.
- Genov T., Georgiev B. B., Biserkov V. Y. *Anoplocephaloides rauschi* sp. n. (Cestoda: Anoplocephalidae), a parasite of *Microtus nivalis* Mart. (Rodentia) in Bulgaria // Compt. rend. Acad. bulg. sci. 1984. Vol. 37. P. 795–798.
- Genov T., Georgiev B. B. Review of the species of the genus *Anoplocephaloides* Baer, 1923 emend Rausch, 1976 (Cestoda: Anoplocephalidae) parasitizing rodents in Bulgaria, with an analysis of the taxonomic structure of the genus // Parasit. hung. 1988. Vol. 21. P. 31–52.
- Genov T., Murai E., Georgiev B., Harris E. The erection of *Leporidotaenia* n. g. (Cestoda: Anoplocephalidae) for *Anoplocephaloides* spp. parasitizing Leporidae (Lagomorpha) // Systematic Parasitology. 1990. Vol. 16, N 2. P. 107–126.
- Joyeux Ch., Baer J. G. Faune de France. T. 30. Cestodes. Paris, 1936. 538 p.
- Rausch R. L. The genera *Paranoplocephala* Luhe, 1910 and *Anoplocephaloides* Baer, 1923 (Cestoda: Anoplocephalidae), with particular reference to species in Rodents // Ann. Parasit. hum. comp. 1976. T. 51, N 5. P. 513–562.
- Tenora F., Mas-Coma S. Records of *Gallegoides arfaai* (Mobedi, Ghadirien, 1977) n. comb. (Cestoda: Anoplocephalidae) in *Apodemis sylvaticus* L. from Western Europe. Proposition of *Gallegoides* nov. gen. // Sonderdruck aus Säugetierkundlich Mitteilungen. 1978. T. 40 (26), N 3. P. 222–226.
- Tenora F., Murai E. The genera *Anoplocephaloides* and *Paranoplocephala* (Cestoda) parasites of Rodentia in Europe // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1980. Vol. 26, N 1–3. P. 263–284.
- Tenora F., Murai E., Vaucher C. On some *Paranoplocephala* species (Cestoda: Anoplocephalidae) parasitizing rodents (Rodentia) in Europe // Parasit. hung. 1985. Vol. 18. P. 29–48.
- Tenora F., Murai E., Vaucher C. On *Andrya* Railliet, 1893 and *Paranoplocephala* Luhe, 1910 (Cestoda, Monieziinae) // Parasit. hung. 1986. Vol. 19. P. 43–75.

Биологический институт СО РАН,
Новосибирск, 630091

Поступила 31.01.1995

ON A TAXONOMIC SEPARATION OF ANOPLOCEPHALOIDES SPP. (CESTODA: ANOPLOCEPHALIDAE) WITH THE SERIAL ALTERATION OF THE GENITAL APERTURES

V. D. Gulyaev

Key words: Cestoda, Anoplocephalidae, *Paranoplocephaloides* gen. n., *P. schachmatovae* sp. n., morphology.

SUMMARY

The mutual dispositions of the genital apertures in the anoplocephalidean strobila and their taxonomical significance were considered. The irregular alternations of single genital apertures from the alternations of its seria on the proglottid margins could be distinguished. The serial alternation as an intermediate type in the transformation from the irregular to unilateral dispositions of the genital apertures were considered. The conclusion about the *Anoplocephaloides* spp. with the serial alternations of genital apertures as a separate taxon was presented. The validity of the genus *Gallegoides* was renewed. New genus *Paranoplocephaloides* gen. n. and a new species *P. schachmatovae* sp. n. from the voles *Microtus oeconomus* were described. Diagnoses on these taxa were given. A new combination *Paranoplocephaloides rauschi* comb. n. was designed.